УДК 595.773.4

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЛИЧИНОК ПОДКОЖНЫХ ОВОДОВ В СТАДАХ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

I. НЕГАТИВНОЕ БИНОМИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КАК МОДЕЛЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИЧИНОК ОВОДОВ

К. А. Бреев

Зоологический институт АН СССР

Статистический анализ распределения личинок *Hypoderma bovis* De Geer и *H. lineatum* De Villers в 52 стадах (в среднем около 175 голов в каждом), находившихся в разных экологических условиях, с количеством личинок от 5 до 1000 на 100 животных, показал, что негативное биномиальное распределение моделирует распределение личинок с достаточной достоверностью (в 50 случаях из 52 — $P > 0.05$; в 40 случаях пределы P от > 0.20 до > 0.95). Наличие модели позволяет установить функциональную связь между экстенсивностью и интенсивностью заражения животных личинками.

При обработке накопившихся у нас данных о заражении крупного рогатого скота подкожными оводами — *Hypoderma bovis* и *H. lineatum* — возник вопрос о статистической закономерности распределения личинок II и III стадий этих видов в стаде. Как известно, интенсивность заражения скота подкожными оводами относительно невелика. Средняя численность личинок в подкожных капсулах на одну голову в стаде редко превышает 10—15 экз.[1] Поэтому можно было предполагать, что распределение личинок, особенно при слабом заражении, будет подчиняться так называемому закону редких явлений, именуемому в статистике законом Пуассона-Борткевича. Однако уже первые попытки применить это распределение показали, что такое предположение несправедливо. Как известно, в случаях, когда распределение подчиняется указанному закону, варианса (=девиата =квадрат сигмы) должна быть равна среднему арифметическому. При анализе нашего материала выяснилось, что величины варианс во всех случаях значительно превышают величины соответствующих средних арифметических, и стало очевидным, что мы имеем дело с одним из так называемых «перерассеянных» (overdispersed) распределений.

Элементарный анализ показывает, что такое заключение не случайно. В самом деле, наши исходные данные состоят из подсчетов количества личинок II и III стадии оводов у каждого животного в стаде. Распределение этих личинок могло бы подчиняться закону Пуассона-Борткевича лишь в том случае, если бы вероятность заражения ими каждого животного для стада в целом оставалась постоянной.

Но реальный процесс более сложен. Первоначально происходит заражение животных яйцами оводов. Распределение яиц в стаде, особенно при малом количестве самок оводов, вероятно, соответствует закону Пуассона. Но далее в это исходное распределение вмешиваются процессы,

[1] При изучении статистических закономерностей распределения паразитов в популяциях их хозяев среднее количество паразитов всегда определяют делением общего числа их особей на число особей хозяина, включая и незараженных. Мы называем эту величину средней численностью, в отличие от средней интенсивности заражения, т. е. количества особей паразита на одну зараженную особь хозяина.

определяющие вероятность выживания каждой особи паразита от яйца до личинки II или III стадии. Если даже пренебречь выживаемостью в эмбриональный период, поскольку, как показали последние наблюдения (Бреев, 1967), у *H. bovis* она высока и, главное, вероятность гибели или выживания яиц более или менее постоянна у всех животных в стаде, то в дальнейшем, проникая в организм хозяина, личинки встречаются с защитными реакциями последнего, в результате которых значительная часть их (до 70—80% и более) погибает (Бреев, 1961, 1967). Эти реакции зависят от возраста хозяина, состояния его здоровья, повторности заражения и т. д., т. е. от физиологических особенностей отдельных особей хозяина, подверженных изменчивости в пределах стада. Поэтому даже в пределах группы животных из одного стада, зараженных в течение сезона одинаковым количеством яиц овода, число личинок, доживших до II—III стадии, будет неодинаковым, что и подтверждается опытами искусственного заражения животных яйцами оводов (Бреев, 1967).

Таким образом, при анализе распределения личинок II и III стадий подкожных оводов в популяциях хозяев с точки зрения статистики мы имеем дело с результирующей наложения нескольких вероятностных закономерностей или, во всяком случае, с распределением, при котором вероятность заражения отдельных животных личинками меняется в пределах выборки, что и приводит к «перерассеянному» распределению.

Среди такого рода распределений одним из наиболее разносторонних и широко применяемых, в частности и для биологических объектов, является негативное биномиальное распределение (именуемое также «законом Паскаля»), которое мы и попытались применить на своем материале.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные о зараженности крупного рогатого скота подкожными оводами с точным учетом количества личинок на каждом животном были получены большей частью (33 стада из 52) при ежегодных обследованиях, проводимых нами с 1961 г. в 4 районах Ленинградской обл., а также при полевых работах в Тюменской обл. (4 стада) и Азербайджанской ССР (1 стадо). Кроме того, были использованы данные обследований в Таджикской ССР (9 стад) и Азербайджанской ССР (5 стад), проведенных научным сотрудником Института зоологии и паразитологии АН Таджикской ССР Ш. Б. Баратовым и заведующим лабораторией арахно-энтомологии Азербайджанского научно-исследовательского ветеринарного института А. С. Мустафаевым.

Для получения наиболее точных данных о количестве личинок обследования всегда проводились в период наибольшей концентрации личинок II и III стадий под кожей спины животных, т. е. перед или в самом начале выпадения первых зрелых личинок III стадии в данной местности. Наши материалы из Тюменской обл., Азербайджанской ССР и часть данных из Ленинградской обл. (4 стада) получены в стадах, где мы производили сбор всех естественно выпадающих личинок для опытов и где под ежедневным учетом и наблюдением находились все личинки у каждого животного в стаде вплоть до выпадения не менее 80—90% личинок.

Весь материал по *H. bovis*, использованный в работе, включает 48 стад, от 49 до 432 голов в каждом, в среднем 175 голов, с экстенсивностью заражения от 3.7 до 100% и средней численностью овода от 0.05 до 9.89 личинок на 1 голову.

Более сложной задачей было получение точных данных о распределении личинок *H. lineatum*, так как в СССР практически нет районов, где скот заражался бы исключительно этим видом. Поэтому был произведен тщательный отбор и использованы данные только по 4 стадам. В одном из них (Агдамский р-н АзССР) мы производили сбор зрелых личинок с точным учетом видовой принадлежности каждой личинки; данные по остальным 3 стадам получены А. С. Мустафаевым во время обследований

в Кюрдамирском и Касум-Исмаиловском районах Азербайджанской ССР, проходивших в месяцы, когда, по его многолетним наблюдениям (Мустафаев, 1960), в подкожных капсулах можно найти только личинок этого вида.

Как известно, с возрастом заражение крупного рогатого скота личинками подкожных оводов уменьшается (Курчиков, 1951; Грунин, 1962), поэтому, чтобы уменьшить связанную с неоднородным возрастным составом стада дисперсию заражения, животные разделялись на следующие возрастные группы — телята (до 1 года), молодняк (от 1 до 3 лет), взрослые (от 4 лет и старше). К сожалению, из-за невозможности получать точные данные о возрасте каждого животного при каждом обследовании, выделить молодняк из общего состава не всегда удавалось, что, вероятно, сказалось в увеличении гетерогенности исходного материала и соответственно в увеличении изменчивости параметров распределения личинок оводов.

Вся статистическая обработка материала — определение параметров негативного биномиального распределения, расчет теоретического распределения и его сходимости с эмпирическим для каждого ряда, определение варикансы и ошибки экспоненты k, определение общего k для группы рядов и вычисление вероятности гомогенности в распределениях k — производились методами, разработанными Блиссом, Фишером, Анскомбом и Оуэном (Anscombe, 1950; Bliss a. Fisher, 1953; Bliss, 1958; Bliss a. Owen, 1958).

Были использованы также таблицы негативного биномиального распределения Вильямсона и Бретертона (Williamson a. Bretherton, 1963). Вкратце эта методика заключалась в следующем.

Негативное биномиальное распределение $p^k(1-q)^{-k}$ имеет два параметра — среднее арифметическое M (в нашем случае средняя численность личинок овода в стаде) и экспоненту k, характеризующую меру дисперсии, причем с увеличением дисперсии абсолютное значение k убывает.[2] Остальные величины производные

$$\left.\begin{aligned} p &= \frac{k}{M+k} \\ q &= 1-p \end{aligned}\right\}. \tag{1}$$

Начальное значение k для каждого ряда, в нашем случае для каждого стада, определялось методом моментов по формулам

$$\left.\begin{aligned} p &= \frac{M}{s^2} \\ k &= \frac{Mp}{q} \end{aligned}\right\}, \tag{2}$$

$$s^2 = \frac{\Sigma fx^2 - \frac{(\Sigma fx)^2}{N}}{N-1}, \tag{3}$$

где s^2 — вариканса, x — классы, т. е. количество личинок на одном животном, f — частоты, т. е. количество животных с равным числом x личинок на каждом, N — размер выборки, т. е. общее количество животных в стаде. Поскольку метод моментов дает достаточно точные значения k далеко не во всех случаях, полученная величина k оценивалась следующим тестом:

$$\frac{(k+M)(k+2)}{M} \geqslant 15. \tag{4}$$

Если значение k удовлетворяет этому неравенству, его можно использовать для дальнейших расчетов, если нет — следует применить другие методы его определения.

[2] Мы пользовались этой системой обозначений негативного биномиального распределения, принятой Вильямсоном и Бретертоном (1963).

Метод пропорции нулевого члена может быть использован в тех случаях, когда

$$(M+0.17)\left(\frac{f_0}{N}-0.32\right)>0.20, \tag{5}$$

где f_0 — количество незараженных животных, а $\frac{f_0}{N}$ — нулевой член распределения, т. е. выраженная в долях единицы пропорция незараженных животных в стаде. Он заключается в решении уравнения

$$k=\frac{\lg\frac{N}{f_0}}{\lg\left(1+\frac{M}{k}\right)}. \tag{6}$$

Это уравнение сравнительно просто решается методом итерации (см., например, Скарборо, 1934), если взять за основу начальное значение k, полученное решением уравнений (2), и последовательно повторять решение уравнения (6), пока получаемые значения k не начнут совпадать в пределах требуемой точности. Чтобы получить три значащие цифры, обычно требуется не более 5—7 повторений.

Если неравенство (5) не имело места, применялся метод максимального подобия, дающий точное значение k в любом случае, но и наиболее трудоемкий. Он основан на решении уравнения

$$\sum\left(\frac{A_x}{x+k}\right)=N\ln\left(1+\frac{M}{k}\right), \tag{7}$$

где A_x — накопленные для каждого класса x частоты, т. е. в нашем случае общее количество животных с личинками во всех больших по значению x классах. Например, если в стаде заражены: одной личинкой — 29 животных, двумя—7, тремя—1 и четырьмя—1 животное, то для нулевого класса x_0 накопленная частота равна общему количеству всех зараженных животных $A_{x_0}=38$; для первого класса x_1 — $A_{x_1}=9$, $A_{x_0}=2$, $A_{x_3}=1$. Если начальное значение k, полученное из уравнения (2), равно, например, 0.2, то

$$\sum\left(\frac{A_x}{x+k}\right)=\frac{A_{x_0}}{0+k}+\frac{A_{x_1}}{1+k}+\frac{A_{x_2}}{2+k}+\frac{A_{x_3}}{3+k}=\frac{38}{0.2}+\frac{9}{1.2}+\frac{2}{2.2}+\frac{1}{3.2}.$$

Решение, по существу также основанное на методе итерации, заключается в последовательном подборе все более приближающихся к истинному значений k так, чтобы разность

$$\sum\left(\frac{A_x}{x+k}\right)-N\ln\left(1+\frac{M}{k}\right)$$

стремилась к нулю. Подробное изложение этого метода имеется в статье Блисса и Фишера (1953). При обработке нашего материала в подавляющем большинстве случаев был использован именно этот метод, а в остальных — метод пропорции нулевого члена.

Ошибка среднего арифметического вычислялась по обычной формуле

$$m_{(M)}=\pm\sqrt{\frac{s^2}{N}}. \tag{8}$$

Ошибка k — как квадратный корень из варианcы

$$m_{(k)}=\pm\sqrt{V_{(k)}}, \tag{9}$$

а варианса, при вычислении методом максимального подобия, — по формуле

$$V_{(k)}=\frac{k_3'-k_4'}{z_4-z_3}, \tag{10}$$

где k_3' и k_4' ближайшие, расположенные по обе стороны от окончательного значения k величины, получаемые в процессе решения уравнения (7), а z_3 и z_4 — соответствующие этим значениям разности, т. е., например,

$$z_3 = \sum\left(\frac{A_x}{x+k_3'}\right) - N\ln\left(1+\frac{M}{k_3'}\right).$$

Если k вычислялось методом пропорции нулевого члена, то

$$V_{(k)} = \frac{(1-R)^{-k} - 1 - kR}{N\,[-\ln(1-R) - R]^2}, \tag{11}$$

где $R = \frac{M}{k+M}$, ln — натуральный логарифм.

После определения параметров распределения для каждого ряда вычислялись величины p и q (1) и по формуле разложения распределения рассчитывался теоретический ряд. Разложение распределения

$$p^k(1-q)^{-k} = p^k + p^k kq + p^k\frac{k(k+1)q^2}{2!} + \\ + p^k\frac{k(k+1)(k+2)q^3}{3!} + \ldots + p^k\frac{k(k+1)(k+2)\ldots(k+n-1)q^n}{n!}, \tag{12}$$

где n количество классов распределения, т. е. в нашем случае количество групп животных с одинаковым количеством личинок на каждом. Эти расчеты значительно облегчаются, если учесть, что в каждый последующий член распределения составной частью входит величина предыдущего. Так, если мы обозначим значение нулевого члена — P_0, первого — P_1 и т. д., то $P_0 = p^k$; $P_1 = P_0 kq$; $P_2 = P_1(k+1)q\cdot\frac{1}{2}$; $P_3 = P_2(k+2)q\cdot\frac{1}{3}$; $P_4 = P_3(k+3)q\cdot\frac{1}{4}$; ... $P_n = P_{n-1}(k+n-1)q\cdot\frac{1}{n}$.

Если пользоваться обычным вычислительным полуавтоматом типа «Земтрон-214» (САР-II), на расчет ряда в 20—30 членов требуется не более часа. В ряде случаев мы пользовались также таблицами негативного биномиального распределения (Williamson a. Bretherton, 1963).

После разложения распределения теоретический ряд частот получался умножением величины соответствующего члена на число животных в стаде, а затем методом χ-квадрат производилась оценка совпадения теоретического и фактического распределения личинок в данном стаде. Минимальный размер сравниваемых частот был принят равным 5. Классы с меньшими частотами объединялись. Поскольку негативное биномиальное распределение имеет два параметра, число степеней свободы при оценке получаемых значений χ^2 определялось уменьшением на 3 числа сравниваемых классов и их групп.

Величина P, характеризующая вероятность случайности различия между эмпирическим и теоретическим рядами, в каждом случае определялась по таблице процентных точек распределения χ^2 (Большев и Смирнов, 1965).

Вычисление общей экспоненты для нескольких рядов производилось методами максимального подобия (Bliss a. Fisher, 1953) и моментов (Bliss a. Owen, 1958). Принцип первого и наиболее точного из них заключается в определении способом итерации такого значения k, при котором абсолютная величина алгебраической суммы разностей

$$\sum\left(\frac{A_x}{x+k}\right) - N\ln\left(1+\frac{M}{k}\right),$$

получаемых отдельно для каждого ряда, будет наименьшей при заданной точности (числе значащих цифр) k.

Уравнение и доверительная зона регрессии $\frac{1}{k}$ на экстенсивность заражения животных оводом определялись обычным методом наименьших квадратов (см., например, Снедекор, 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты анализа распределения личинок оводов в обследованных стадах сведены в таблицу. Лишь в 2 стадах из 52 $P < 0.05$, т. е. меньше уровня значимости. В 10 случаях $0.05 < P < 0.20$, а в остальных 40 случаях $P > 0.20$, из них в 21 случае $P > 0.50$. Совпадение очень хорошее.

На рисунках 1—3 приведены конкретные примеры распределения в эмпирическом и теоретическом рядах с разной вероятностью случайности расхождения между ними. При их анализе следует иметь в виду,

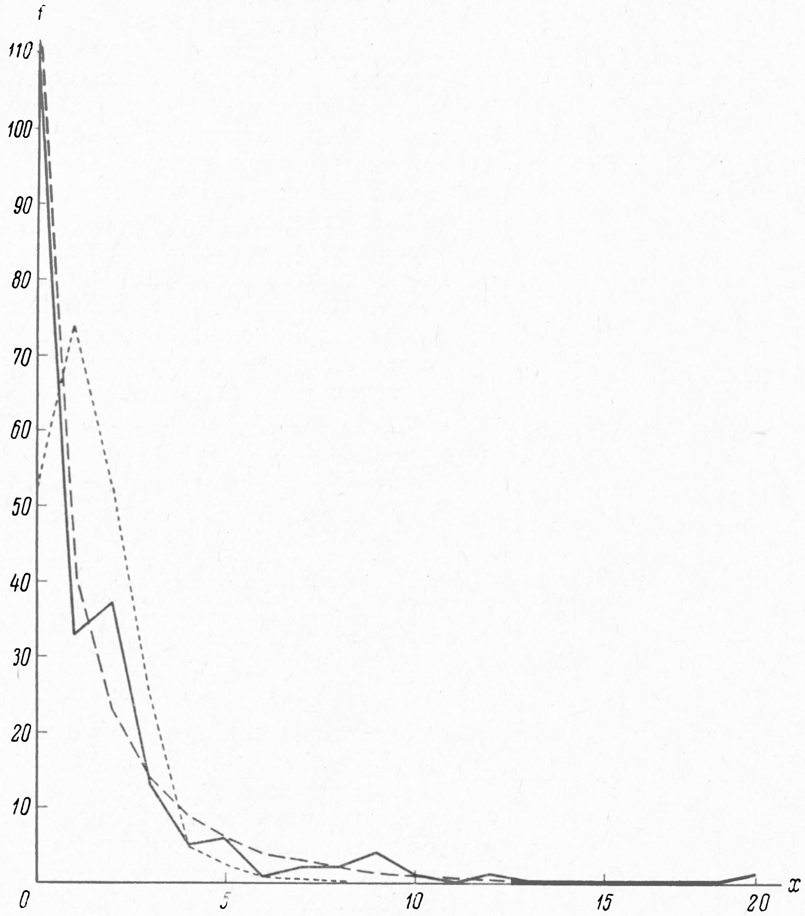

Рис. 1. *H. bovis.* С-з «Всеволожский», 1964 г., взрослые (см. таблицу); $P > 0.005$.

На оси абсцисс: x — классы; на оси ординат: f — частоты. *Сплошная линия* — эмпирический ряд, *прерывистая* — теоретический ряд негативного биномиального распределения; *пунктирная* — теоретический ряд распределения Пуассона.

что в классах с большими порядковыми номерами, когда величины частот каждого класса в теоретическом ряду становятся меньше единицы, полного совпадения и не может быть, поскольку в теоретическом распределении частоты изменяются непрерывно, а в эмпирическом — дискретно.

Данные о распределении личинок *H. lineatum*, полученные всего по 4 стадам, по характеру распределения ничем не отличаются от *H. bovis*.

Таким образом, мы вправе сделать вывод, что негативное биномиальное распределение моделирует распределение личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота с достаточной достоверностью.

Непригодность в нашем случае распределения Пуассона хорошо иллюстрируется рис. 1—3, но еще лучше видна при малой интенсивности заражения. В этих случаях, когда плотность популяции паразита очень мала по сравнению с плотностью популяции хозяина, можно с большой

долей вероятия утверждать, что вероятность заражения тем или иным количеством яиц того или иного животного в стаде для стада в целом будет постоянной. Такое заключение подтверждается в известной степени и фактическими данными. Вильямс (Williams, 1964), обработавший материалы Симмонса (Simmons, 1943) о заражении мельничной огневки *Ephestia kühniella* Zell. яйцами наездника *Nemeritis canescens* Grav., показал, что в случаях, когда численность самок наездника по отношению к численности гусениц огневки не превышала 1/50 и среднее количество яиц, отложенных на 1 гусеницу, не превышало 1.2, распределение яиц среди гусениц подчинялось закону Пуассона. По мере возрастания количества самок паразита и увеличения интенсивности заражения наблюдались все более резкие отклонения от этого закона.

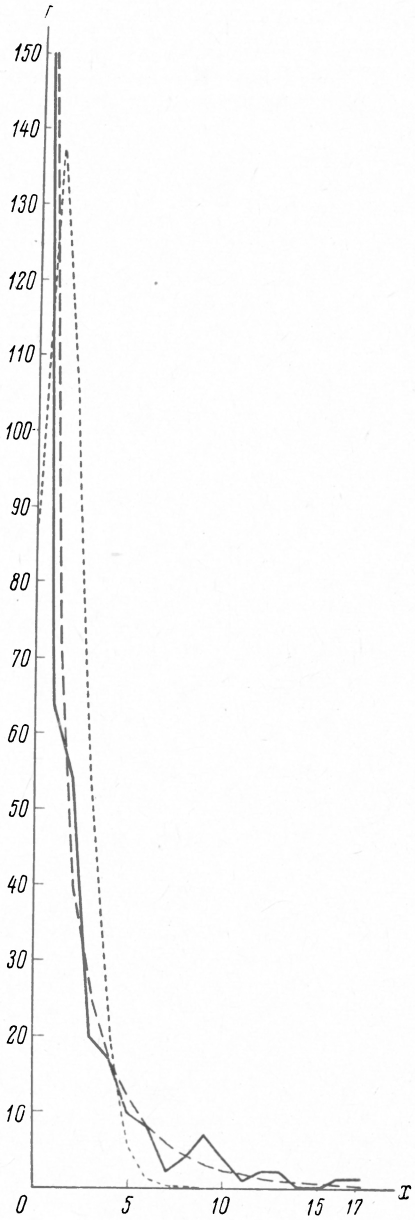

Рис. 2. *H. lineatum*. Агдамский конесовхоз, 1965 г., взрослые (см. таблицу); $P > 0.10$.

Обозначения те же, что на рис. 1.

В нашем случае можно предположить, что при малом заражении яйцами вероятность выживания до II—III стадии каждой личинки, вышедшей из яиц, также останется постоянной. Но даже и в этом случае мы имели бы наложение двух распределений Пуассона, результирующим которых является негативное биномиальное распределение (Bliss, 1958).

Наши фактические данные (см. таблицу) подтверждают такой вывод. Отношение variансы к среднему арифметическому, даже при самой малой зараженности (средняя численность от 0.05 до 0.5 личинок на 1 голову), заметно превышает единицу (от 1.23 до 3.86), а вероятность совпадения с негативным биномиальным распределением достаточно велика — P в пределах от >0.10 до >0.70.

В таблице обращают на себя внимание большие величины ошибки k при слабом заражении, достигающие в отдельных случаях более половины абсолютного значения k. Они объясняются, скорее всего, недостатком информации в имеющихся выборках для более точного определения этого параметра. К сожалению, преодолеть этот недостаток, увеличивая размеры выборок, не так просто, так как для этого пришлось бы объединять либо стада, выпасавшиеся в предыдущем сезоне на разных пастбищах, либо животных разных возрастных групп, что неизбежно приведет к увеличению гетерогенности выборки, а последнее в свою очередь неизбежно скажется на точности определения k.

Поскольку в негативное биномиальное распределение составной частью входит нулевой член, т. е. в нашем случае доля незараженных животных в стаде, а один из параметров распределения — средняя численность

личинок оводов, представляется возможным установить функциональную связь между экстенсивностью и интенсивностью заражения животных оводами.

В самом деле, равенство $P_0 = p^k$ можно написать как $p^k = \frac{f_0}{N}$, где f_0 — количество незараженных животных, а N — общее число животных в стаде. Но $p = \frac{k}{M+k}$ (1), следовательно, $\left(\frac{k}{M+k}\right)^k = \frac{f_0}{N}$, или, если взять обратные величины, $\left(\frac{M+k}{k}\right)^k = \frac{N}{f_0}$, $\frac{M}{k} + 1 = \sqrt[k]{\frac{N}{f_0}}$, $M = k\left(\sqrt[k]{\frac{N}{f_0}} - 1\right)$.

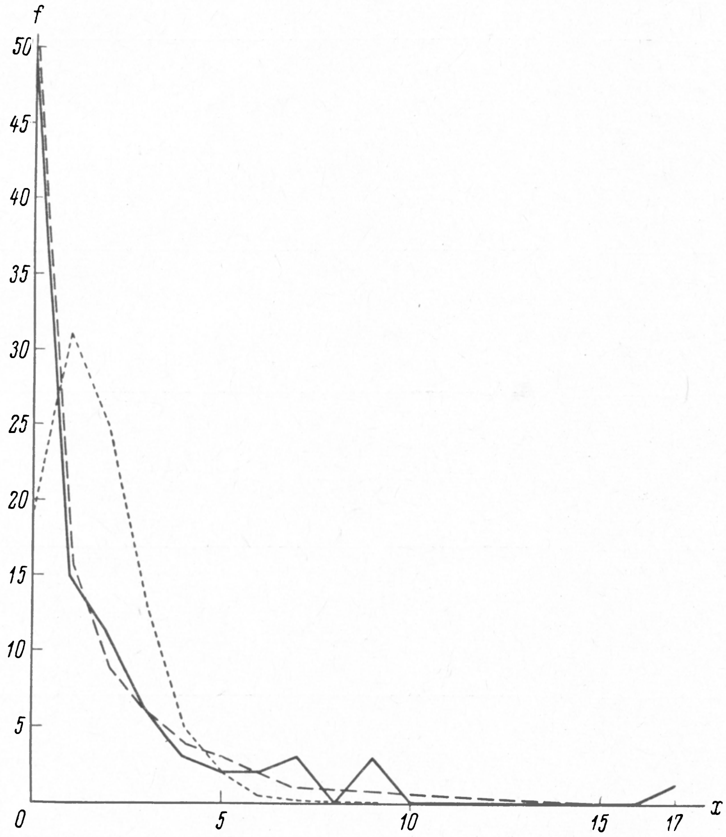

Рис. 3. *H. bovis*. С-з «Поляны», ферма Подгорное, 1965 г., взрослые (см. таблицу); $P > 0.95$.

Обозначения те же, что на рис. 1, 2.

Экстенсивность заражения, выраженная в долях единицы

$$E = \frac{N - f_0}{N} = 1 - \frac{f_0}{N} \text{ или } \frac{f_0}{N} = 1 - E, \text{ а } \frac{N}{f_0} = \frac{1}{1-E}.$$

Итак,

$$M = k\left(\sqrt[k]{\frac{1}{1-E}} - 1\right). \qquad (13)$$

Следовательно, если распределение особей паразита в популяции хозяина моделируется негативным биномиальным распределением с достаточной достоверностью, что мы и показали на нашем материале, зная экстенсивность заражения и экспоненту распределения k, можно определить среднюю численность паразита, а отсюда и среднюю интенсивность заражения, т. е. количество паразитов на 1 зараженное животное.

Более того, зная величину k и определив среднее M, нетрудно вычислить p и q для данного случая распределения, а затем рассчитать по фор-

Статистические показатели распределения личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота

Место и год обследования скота; возраст животных	Количество животных N	Экстенсивность заражения (в %)	Интенсивность заражения (личинок на 1 зараженное животное)	Варианса s^2	Параметры негативного биномиального распределения: среднее арифметическое $M \pm m_{(M)}$	экспонента $k \pm m_{(K)}$	Вероятность случайности различия между эмпирическим и теоретическим рядами (уровень значимости $P > 0.05$) $P>$
			Hypoderma bovis				
Ленинградская область:							
с-з «Большевик», 1966 г., взрослые	214	3.74	1.38	0.0908	0.0514 ± 0.0201	0.067 ± 0.057	0.50 *
с-з «Заря», 1965 г., взрослые	122	5.74	1.14	0.0810	0.0656 ± 0.0253	0.280 ± 0.190	— **
Ломоносовская птицефабрика, 1966 г., взрослые	249	6.83	1.18	0.1029	0.0803 ± 0.0210	0.285 ± 0.221	0.20 *
с-з «Всеволожский», 1966 г., взрослые	432	8.80	1.32	0.1804	0.1157 ± 0.0202	0.207 ± 0.084	0.70
с-з «Лесное», 1965 г., взрослые	94	7.45	1.86	0.3968	0.1383 ± 0.0575	0.074 ± 0.047	0.10 *
учебное хозяйство «Вартемяки», 1965 г., взрослые.	266	12.03	1.31	0.2451	0.1579 ± 0.0331	0.286 ± 0.108	0.20
с-з «Большевик», 1964 г., взрослые.	207	15.46	1.56	0.4845	0.2415 ± 0.0448	0.240 ± 0.088	0.30
Ломоносовская птицефабрика, 1965 г., взрослые	233	16.31	1.87	0.8336	0.3050 ± 0.0610	0.176 ± 0.050	0.30
учебное хозяйство «Вартемяки», 1963 г., взрослые	186	13.98	2.23	1.1956	0.3118 ± 0.0895	0.110 ± 0.033	0.10
с-з «Лесное», 1963 г., взрослые	101	18.81	1.68	0.7028	0.3168 ± 0.0870	0.260 ± 0.120	0.20
с-з им. Тельмана, 1963 г., взрослые	200	20.00	1.75	0.7211	0.3500 ± 0.0610	0.274 ± 0.083	0.60
с-з «Поляны» (ферма «Приветнинское»), 1966 г., взрослые	159	19.50	2.00	1.1381	0.3899 ± 0.0846	0.200 ± 0.069	0.80
учебное хозяйство «Вартемяки», 1964 г., взрослые.	224	16.07	2.53	1.5696	0.4062 ± 0.0837	0.120 ± 0.031	0.01
с-з «Поляны» (ферма Заполье), 1965 г., взрослые	101	22.77	1.91	1.2083	0.4356 ± 0.1094	0.257 ± 0.097	0.20
с-з «Гомонтово», 1965 г., взрослые	282	32.98	1.68	1.0790	0.5532 ± 0.0678	0.582 ± 0.139	0.10
Ломоносовская птицефабрика, 1964 г., взрослые	224	37.95	2.16	2.2478	0.8214 ± 0.1020	0.473 ± 0.205	0.80
с-з «Большевик», 1965 г., взрослые.	216	34.72	2.63	3.9182	0.9120 ± 0.1340	0.312 ± 0.060	0.10
с-з «Поляны» (ферма Подгорное), 1964 г., взрослые.	100	47.00	2.38	3.2178	1.1200 ± 0.1794	0.588 ± 0.161	0.70
с-з им. Тельмана, 1965 г., взрослые	411	48.66	2.63	4.0059	1.2554 ± 0.1014	0.573 ± 0.077	0.20
Ломоносовская птицефабрика, 1963 г., взрослые	330	41.52	3.06	5.9698	1.2697 ± 0.1281	0.343 ± 0.047	0.50
с-з Всеволожский, 1964 г., взрослые	217	48.85	2.91	5.4464	1.4194 ± 0.1630	0.503 ± 0.026	0.005
с-з Всеволожский, 1965 г., взрослые	410	47.32	3.25	7.2261	1.5366 ± 0.1361	0.415 ± 0.048	0.80

Таблица (*продолжение*)

Место и год обследования скота; возраст животных	Количество животных N	Экстенсивность заражения (в %)	Интенсивность заражения (личинок на 1 зараженное животное)	Варианса s^2	Параметры негативного биномиального распределения: среднее арифметическое $M \pm m_{(M)}$	экспонента $k \pm m_{(K)}$	Вероятность случайности различия между эмпирическим и теоретическим рядами (уровень значимости P > 0.05) P >
с-з «Поляны» (ферма Подгорное), 1965 г., взрослые	96	47.92	3.35	7.5259	1.6042± 0.2800	0.417± 0.097	0.95
учебное хозяйство «Вартемяки», 1966 г., взрослые	139	51.08	3.48	8.8108	1.7770± 0.2518	0.427± 0.080	0.80
Тюменская область:							
с. Казарово, 1963 г., взрослые	115	60.00	3.42	6.2079	2.0522± 0.2324	0.735± 0.165	0.20
Таджикская ССР:							
к-з «Правда», 1966 г., взрослые, местной породы	49	81.63	2.78	4.3241	2.2654± 0.2971	2.534± 1.080	0.60
Ленинградская область:							
учебное хозяйство «Вартемяки», 1961 г., взрослые	233	63.95	3.99	11.0240	2.5540± 0.2180	0.690± 0.095	0.05
Таджикская ССР:							
к-з «Правда», 1966 г., взрослые, чернопестрой породы	49	75.51	3.43	5.2883	2.5920± 0.3280	1.800± 0.710	0.50
Ленинградская область:							
с-з им. Тельмана, 1962 г., взрослые	284	61.62	4.29	18.9343	2.6440± 0.0820	0.585± 0.071	0.05
с-з им. Тельмана, 1961 г., взрослые	164	57.93	4.61	16.5290	2.6707± 0.3175	0.457± 0.071	0.70
учебное хозяйство «Вартемяки», 1962 г., взрослые	256	75.39	4.51	28.6379	3.4020± 0.3340	0.810± 0.095	0.90
Азербайджанская ССР:							
к-з «Москва», 1966 г., взрослые	214	78.50	4.34	26.7355	3.4070± 0.3530	1.002± 0.126	0.70
Ленинградская область:							
с-з «Лесное», 1961 г., взрослые	80	68.75	5.00	16.0720	3.4380± 0.4480	0.702± 0.151	0.60
Тюменская область:							
с. Решетниково, 1963 г., взрослые	109	68.81	5.03	24.1580	3.4590± 0.4710	0.620± 0.113	0.20
Ленинградская область:							
с-з «Лесное», 1962 г., взрослые	99	81.82	4.43	12.5221	3.6263± 0.3557	1.244± 0.252	0.40
Ломоносовская птицефабрика, 1961 г., взрослые	337	73.89	5.36	21.8137	3.9585± 0.2544	0.798± 0.082	0.05
учебное хозяйство «Вартемяки», 1964 г., молодняк	57	75.43	5.28	29.4818	3.9825± 0.7192	0.658± 0.153	0.70

Таблица (*продолжение*)

Место и год обследования скота; возраст животных	Количество животных N	Экстенсивность заражения (в %)	Интенсивность заражения (личинок на 1 зараженное животное)	Варианса s^2	Параметры негативного биномиального распределения: среднее арифметическое $M \pm m_{(M)}$	Параметры негативного биномиального распределения: экспонента $k \pm m_{(K)}$	Вероятность случайности различия между эмпирическим и теоретическим рядами (уровень значимости $P > 0.05$) $P >$
Таджикская ССР:							
с-з «Шахристан», 1965 г., взрослые	99	73.74	5.78	37.4813	4.2626±0.6153	0.589±0.101	0.20
с-з «Файзабад», 1964 г., взрослые	100	73.00	5.95	42.4287	4.3400±0.6514	0.602±0.105	0.20
Тюменская область:							
с. Казарово, 1963 г., молодняк	40	80.00	5.66	20.3583	4.5250±0.7134	1.042±0.308	0.40
Таджикская ССР:							
к-з им. Ленина, 1963 г., молодняк	50	86.00	5.35	16.4082	4.6000±0.5729	1.414±0.416	0.10
к-з «Правда», 1966 г., взрослые местной породы	50	92.00	5.11	18.7041	4.7000±0.6116	1.630±0.461	0.50
Ленинградская область:							
Ломоносовская птицефабрика, 1962 г., взрослые	361	68.70	7.21	70.4536	4.9556±0.4418	0.450±0.040	0.10
Таджикская ССР:							
к-з им. Ленина, 1963 г., взрослые	100	69.00	7.26	40.1111	5.0100±0.6333	0.520±0.088	0.60
Тюменская область:							
с. Успенка, 1962 г., взрослые	146	80.82	6.43	30.3647	5.1986±0.4576	0.914±0.135	0.60
Азербайджанская ССР:							
к-з «Москва», 1966 г., молодняк	45	100.00	7.38	35.7400	7.3778±0.8912	2.630±0.739	0.30
Таджикская ССР:							
с-з «Шахристан», 1965 г., молодняк	50	96.00	7.96	52.4392	7.6400±1.0240	1.550±1.024	0.40
с-з «Файзабад», 1964 г., взрослые	99	87.88	11.24	121.4750	9.8788±1.1077	0.760±0.115	0.50
Hypoderma lineatum							
Азербайджанская ССР:							
Агдамский конесовхоз, 1965 г., взрослые	415	47.47	3.22	7.0499	1.528±0.130	0.427±0.050	0.10
к-з «Москва», 1966 г., взрослые	214	70.56	5.32	24.3031	3.752±0.337	0.685±0.085	0.40
молодняк	45	91.11	8.15	52.6116	7.422±1.081	1.219±0.298	0.30
к-з им. Жданова, 1965 г., взрослые	113	92.04	8.34	54.0311	7.673±0.692	1.270±0.187	0.30

* В этом случае вследствие малого количества классов распределения при сравнении эмпирического и теоретического рядов правило минимального размера сравниваемых частот — ⩾5 не могло быть применено. Фактическое значение P, вероятно, больше полученного.

** В распределении всего 3 класса. P — определить нельзя из-за отсутствия достаточного количества степеней свободы.

муле его разложения (12) или определить по таблицам с требуемой вероятностью, например, до 1.0% или до 0.1%, в каких пределах будет варьировать интенсивность заражения, т. е., иначе говоря, максимальное количество паразитов на одно животное при данной экстенсивности заражения.

Поскольку такая возможность очень заманчива с разных точек зрения, большой интерес представляет анализ распределения экспоненты k в полученном нами материале. Этому анализу и вытекающим из него результатам посвящена вторая часть нашего сообщения, которая будет опубликована в одном из следующих номеров журнала.

Литература

Большев Л. Н. и Смирнов Н. В. 1965. Таблицы математической статистики. Изд. «Наука» : 1—464.

Бреев К. А. 1961. Биологические основы борьбы с подкожными оводами. Энтомол. обозр., 40 (1) : 76—97.

Бреев К. А. 1967. Новые данные о миграции личинок I стадии Hypoderma bovis De Geer в организме хозяина. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 23 : 191—221.

Грунин К. Я. 1962. Подкожные овода (Hypodermatidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые, 19 (4) : 1—238.

Курчиков Н. М. 1951. Патоморфология при заражении личинками кожного овода Hypoderma bovis крупного рогатого скота. Сб. научн. тр. Ленингр. инст. усовершенств. вет. врачей, 7 : 39—46.

Мустафаев А. С. 1960. Особенности динамики развития кожных оводов у крупного рогатого скота в Азербайджанской ССР. Тр. Азербайдж. н.-иссл. вет. инст, 9 : 3—6.

Скарборо Д. 1934. Численные методы математического анализа. ГТТИ : 1—436.

Снедекор Д. У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. Сельхозиздат : 1—487.

Anscombe F. J. 1950. Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. Biometrika, 37 (3—4) : 358—382.

Bliss C. I. 1958. The analysis of insect counts as negative binomial distributions. Proceed. Tenth Internat. Congress Entomol., 2 : 1015—1032.

Bliss C. I. a. Fisher R. A. 1953. Fitting the negative binomial distributions to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. Biometrics, 9 (2) : 176—200.

Bliss C. I. a. Owen A. R. G. 1958. Negative binomial distributions with a common k. Biometrika, 45 (1—2) : 37—58.

Simmons F. J. 1943. Occurence of superparasitism in Nemeritis canescens. Rev. Canad. Biol., 2 : 15—40.

Williams C. B. 1964. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. Academic Press, London, New York : 1—318.

Williamson E. a. Bretherton M. H. 1963. Tables of the negative binomial distribution. J. Wiley a. Sons, London, New York : 1—275.

ON THE DISTRIBUTION OF CATTLE GRUBS (DIPTERA, HYPODERMATIDAE) IN THE HERDS OF CATTLE

I. NEGATIVE BINOMIAL DISTRIBUTION AS A MODEL OF THE DISTRIBUTION OF THE CATTLE GRUBS

K. A. Breyev

SUMMARY

Statistical analysis of the distribution of *Hypoderma bovis* and *H. lineatum* larvae in 52 herds of cattle in different ecological conditions (some 175 animals in each herd on average), with a number of larvae from 5 to 1000 per 100 animals, has shown that the negative binomial is a good model for the distribution of larvae (in 50 cases from 52 — $P > 0.05$; in 40 cases the limits of P — from > 0.20 to > 0.95). This model allows to establish a functional depéndance between extensity and intensity of infestation of animals with cattle grubs.

СПИСОК ЗАМЕЧЕННЫХ ОПЕЧАТОК К ВЫПУСКАМ 1—6 ЖУРНАЛА «ПАРАЗИТОЛОГИЯ» ЗА 1968 г.

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
324	Уравнение (3)	$s^2 = \frac{\Sigma f x^2 - \frac{(\Sigma f x)^2}{N}}{N-1},$	$s^2 = \frac{\Sigma f x - \frac{(\Sigma f x)^2}{N}}{N-1},$
325	18 снизу	$A_{x_0} = 2$	$A_{x_2} = 2$
330—332	Таблица	$k \pm m_{(K)}$	$k \pm m_k$